

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Obor: Biologie



Bc. Vojtěch Kazda

Mateřská péče u hrabulek (Insecta: Heteroptera: Cydnidae) - příklad zvýšení
fitness potomstva u hmyzu

Maternal care in the burrowing bugs (Insecta: Heteroptera: Cydnidae) – an
example of increase of progeny fitness in the insects

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Jitka Vilímová, CSc.

Praha, 2014

Poděkování

Děkuji především doc. RNDr. Jitce Vilímové, CSc. za vstřícnost, trpělivost a veškerou pomoc při vedení mé bakalářské práce. Dále pak děkuji slečně Aleně Kutíkové a Mgr. Vlastě Pachtové z PřF UK za pomoc s vyhledáváním literatury.

Zvláštní dík patří prof. Matija Gogala z Natural History Museum of Slovenia v Ljublaně za poskytnutí cenných údajů jinde nepublikovaných.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Jablonci nad Nisou, 10. 5. 2014

podpis

ABSTRAKT:

Tato studie se zabývá subsociálními zástupci hmyzího řádu ploštic (Heteroptera) z čeledi Cydnidae z taxonu Pentatomomorpha. Zástupci čeledi Cydnidae vykazují zajímavý komplex rodičovského chování sestávající z obrany snůšky a nymf před predátory, produkce trofických vajíček a zásobování nymf potravou. Toto chování by mohlo být dokladem toho, že energeticky nákladná parentální péče je v taxonu Pentatomomorpha původním znakem, který byl v evoluci nahrazen méně nákladnými strategiemi ochrany potomků. Studie také shrnuje současné znalosti o výskytu parentální péče v taxonu Heteroptera.

Klíčová slova: Cydnidae, nymfy, parentální péče, trofická vajíčka, zásobování potravou

ABSTRACT:

This study is engaged in subsocial insect order of true bugs (Heteroptera) from the family Cydnidae, taxon Pentatomomorpha. True bugs of the family Cydnidae exhibit interesting parental behavior complex, which is composed of egg clutch and nymphs defense against predators, production of trophic eggs and food provisioning. This behavior could be an evidence of hypothesis that energetically demanding parental care is in the taxon Pentatomomorpha an ancestral character which was replaced in the evolution by less expensive offspring protection strategies. The study also summarizes current knowledge of the parental care occurrence in the taxon Heteroptera.

Key words: Cydnidae, food provisioning, nymphs, parental care, trophic eggs

OBSAH

1. Úvod	1
2. Péče o potomstvo u živočichů	2
2.1 Evoluce rodičovské péče	3
3. Výskyt péče o potomstvo v taxonu Arthropoda	4
3.1 Výskyt péče ve vyšších taxonech Arthropoda	4
3.2 Parentální péče v taxonu Hexapoda	5
3.2.1 Subsocialita u hmyzu	7
4. Výskyt péče o potomstvo v taxonu Heteroptera	8
4.1 Paternální péče	12
4.2 Maternální péče	13
4.3 Biparentální péče	15
5. Péče o potomstvo v nadčeledi Pentatomoidea	15
5.1 Maternální péče sdílená s mravenci	16
5.2 Hlídní vajíček a nymf	17
5.3 Transport nymf	17
5.4 Obstarání potravy pro nymfy	18
6. Péče o potomstvo v čeledi Cydnidae	18
6.1 <i>Adomerus rotundus</i>	19
6.2 <i>Adomerus triguttulus</i>	20
6.3 <i>Adomerus variegatus</i>	21
6.4 <i>Adrisa erichsoni</i>	21
6.5 <i>Adrisa magna</i>	22
6.6 <i>Canthophorus dubius</i>	22
6.7 <i>Canthophorus melanopterus</i>	22
6.8 <i>Canthophorus niveimarginatus</i>	23
6.9 <i>Cydnus aterrimus</i>	23
6.10 <i>Legnotus limbosus</i>	24
6.11 <i>Macroscytus japonensis</i>	24
6.12 <i>Melanaethus crenatus</i>	24
6.13 <i>Sehirus cinctus</i>	25
6.14 <i>Sehirus luctuosus</i>	26
6.15 <i>Tritomegas bicolor</i>	27
6.16 <i>Tritomegas sexmaculatus</i>	27
7. Péče o potomstvo v čeledi Parastrachiidae	27
7.1 <i>Parastrachia japonensis</i>	28
8. Závěry	29
9. Použitá literatura	30
10. Příloha	36

1. Úvod

Chování živočichů jako výsledek evolučních procesů je téma, které neustále přitahuje pozornost. Jaké selekční tlaky vedly k tomu, že všichni jedinci konkrétního druhu používají stále stejné vzorce chování a proč jsou právě pro tento druh v jeho prostředí nejvýhodnější? To je otázka, která je jistě inspirovaná i touhou po poznání toho, jak by se měl chovat člověk ve svém prostředí. Je tak pozoruhodné zjištění, že typ chování typicky lidský a savčí se vyskytuje i u skupiny bezobratlých živočichů, a to u hmyzu.

Hmyzí řád ploštic (Heteroptera) je zajímavý tím, že se u něj, podle současných znalostí, vyskytují všechny známé typy péče o potomstvo – paternální, maternální i biparentální.

Tato studie se zabývá subsociálními zástupci ploštic z čeledi Cydnidae ze skupiny Pentatomomorpha. V současnosti existují dvě hlavní hypotézy vývoje parentální péče u ploštic, které jsou protichůdné. První považuje parentální péči u tohoto hmyzu za odvozený znak a druhá naopak za znak původní. Čeleď Cydnidae, jako jedna z bazálních v nadčeledi Pentatomoidea, se jeví jako klíčová pro pochopení evoluce parentální péče.

Studie se snaží podat aktuální informace, ale je nutné mít na paměti, že jsou neustále objevovány nové druhy nebo jsou u druhů již popsaných objevovány nové formy chování.

Bakalářská práce si klade za cíl:

- přehledně shrnout výskyt postzygotické parentální péče u zástupců ploštic (Heteroptera)
- detailně zmapovat a popsat postzygotickou parentální péči u zástupců čeledi Cydnidae
- přispět k objasnění fylogeneze parentální péče v nadčeledi Pentatomoidea

2. Péče o potomstvo u živočichů

Péče rodičů o potomky je jedním z mnoha typů chování, kterým se živočichové vyznačují a který je pro ně charakteristický. Tento druh chování je dobře známý u savců včetně člověka, ale i u dalších obratlovců. Živočichové často staví pro své potomky bezpečná hnízda, která jsou těžko dosažitelná pro predátory. Svá mláďata aktivně chrání, krmí a učí je nezbytným dovednostem.

Rodičovská péče se běžně vyskytuje nejen u obratlovců, ale i u bezobratlých živočichů, kteří vykazují širokou škálu rodičovského chování, jako například kladení vajíček na chráněná místa, aktivní obranu potomků před predátory, parazity a parazitoidy, obstarávání potravy pro potomky a jejich krmení, snášení trofických vajíček k výživě mláďat, přenášení mláďat a tvorbu hnízda. Všemi těmito způsoby zvyšují rodiče možnost, že se jejich potomci dožijí reprodukčního věku a předají tak svoje geny do dalších generací (Clutton-Brock 1991).

Obecně lze rozlišovat tyto typy rodičovské neboli postzygotické parentální péče:

- maternální – mateřskou (pečuje pouze samice)
- paternální – otcovskou (pečuje pouze samec)
- biparentální – o potomky pečují oba rodiče

Všechny typy se vyskytují i u zástupců nejpočetnějšího kmene bezobratlých živočichů, členovců (Arthropoda). Maternální péče se vyskytuje nejčastěji, například u kříśů (Insecta: Auchenorrhyncha) čeledi Membracidae, ostnohřbetek, jejichž samice hlídají vajíčka nakladená na větvíčku. Krátce před vylíhnutím nymf se samice přesune dolů po větvi a do její kůry udělá několik řezů, ze kterých poté vyvíjející se nymfy sají mizu (Wood 1976).

Paternální chování je známé u mořských členovců nohatek (Pycnogonida), u kterých samci všech druhů přenášejí a čistí shluky vajíček od několika samic. Mají k tomu zvlášť uzpůsobený první pár tenkých končetin (ovigery), samice takto modifikované končetiny nemají (Jarvis a King 1972).

Pro demonstraci biparentální péče u členovců mohou sloužit fytoparazitičtí zástupci roztočů (Chelicerata: Acari). Rodiče druhů svilušek z rodu *Tetranychus* Dufour, 1832 chrání společná hnízda a potomky před larvami druhu *Typhlodromus bambusae* Ehara, 1964 z čeledi Phytoseiidae, které larvy svilušek zabíjejí. Počet zabitých larev druhu *T. bambusae* vypuštěných blízko hnízd svilušek stoupá úměrně počtu dospělých svilušek, které brání

hnízd. Pravděpodobně zde do určité míry funguje i rozdělení rolí – samice nacházejí a sledují predátory a samci je zabíjejí. (Yamamura 1987).

2.1 Evoluce rodičovské péče

Wilson (1971) definoval čtyři primární podmínky prostředí, které jsou klíčové pro evoluci parentální péče:

- 1) Stabilní životní prostředí
- 2) Fyzikálně stresující prostředí
- 3) Závislost na specifickém druhu potravy
- 4) Predace

Přičemž v různých liniích se jako primární pro vznik parentální péče uplatnila jen některá z těchto podmínek, nemusely se vyskytovat všechny současně. Za to, že se daný reprodukční systém vyvine na základě konkrétních selekčních tlaků, je zodpovědná složitá interakce mnoha faktorů, jako jsou například fylogenetická setrvačnost, morfologické a fyziologické vlastnosti daného taxonu a přítomnost či absence rozhodujících behaviorálních preadaptací. Ani ta nejjednodušší interakce rodič-potomek nemůže vzniknout bez jistých preadaptací (Wilson 1971).

Základní podmínkou vzniku rodičovské péče o potomstvo je omezení rozmnožování na určité období a místo. Je fyzicky nemožné bránit či jinak pečovat o potomky rozptýlené v čase a prostoru. Je také potřebná určitá délka života rodičů, kteří musí žít tak dlouho, aby nejen nakladli vajíčka, ale svou následující péčí zvýhodnili své potomky. (Tallamy a Wood 1986).

Evoluce rodičovské péče je také spojena s otázkou zvyšování fitness neboli zdatnosti. Fitness jedince lze totiž měřit zpětně pomocí počtu potomků, které zanechá jedinec v populaci vzhledem k ostatním jedincům stejného druhu. Jeho zdatnost tedy závisí i na zdatnosti ostatních členů populace (Flegr 2009). Znaky, které u daného druhu fitness zvyšují, se tedy budou v evoluci fixovat a znaky, které jí snižují, z populace vymizí.

3. Výskyt péče o potomstvo v taxonu Arthropoda

3.1 Výskyt péče ve vyšších taxonech Arthropoda

V rámci členovců (Arthropoda) se rodičovská péče vyskytuje u řady zástupců taxonů Crustacea (koryši), Chelicerata (klepítkatci): Scorpionida (štíři), Uropygi (bičovci), Pseudoscorpionida (štírci), Acari (roztoči), Araneae (pavouci), Solifugae (solifugy) a Opilionida (sekáči), u všech druhů taxonu Pantopoda (nohatky), u zástupců většiny taxonů Myriapoda (stonožkovci): Diplopoda (mnohonožky), Chilopoda (stonožky) a Symphyla (stonoženky) a u řady taxonů v rámci nejdiversifikovanějšího taxonu Hexapoda (šestinoží, hmyz *sensu lato*). Péče se u členovců nejčastěji vyskytuje ve formě zajištění bezpečí vajíček před predátory a parazity, a to způsobem jejich kladení nebo jejich přímou ochranou. Jsou ale známy i případy péče o vylíhnutá mláďata a jejich krmení (Clutton-Brock 1991). Pokročilejší způsoby kladení vajíček jsou typem parentální péče, u kterého se autoři neshodují na tom, co ještě lze považovat za rodičovskou péči.

Mezi členovci se vzácně vyskytuje několik skupin, které vykazují exkluzivní paternální péči. Výše zmíněné nohatky (Pycnogonida) jsou mořští draví členovci žijící v bentosu, kteří se podobají pavoukům (anglicky sea spiders). Oplození je vnější a předchází mu „námluvy“. Samci všech druhů nohatek nosí shluky oplodněných vajíček od různých samic pomocí speciálně uzpůsobeného prvního páru končetin. Vývoj oplodněných vajíček přitom může trvat až tři měsíce (Jarvis a King 1972; Tallamy 2001).

U sekáče *Zygopachylus albomarginis* Chamberlin, 1925 (Opiliones: Manaosbiidae), žijícího v tropických lesích Panamy, samci budují ze zbytků kůry a dalších materiálů hnízda na povrchu země. Poté je čistí, opravují a vybírají si samici, kterou do hnízda pustí. Samice mezi sebou aktivně soupeří o přístup k jednotlivým samcům a snášejí vajíčka pouze do takto upravených hnízd. Samec chrání vajíčka ve svém hnízdě po dobu až šesti měsíců. Zdá se, že jde o úplné převrácení sexuálních rolí. Paternální péče byla pozorována i u dalších druhů sekáčů, asijského druhu *Lepchana spinipalpis* Roewer, 1927 (Assamiidae) a *Leytpodoctis oviger* Martens, 1993 (Podoctidae) žijícího na Filipínách (Tallamy 2001).

Brachycybe lecontei Wood, 1864 (Diplopoda: Andrognathidae) je mnohonožka, která žije ve východní části Severní Ameriky a živí se houbami rostoucími na tlejícím dřevě. Samice nechávají samce, aby se schoulili těsně kolem čerstvě nakladených vajíček během jejich třítydenního vývoje. *Brachycybe producta* Loomis, 1936 a *Brachycybe rosea* Murray,

1877 v západní části Severní Ameriky a *Bazillozonium nodulosum* Verhoeff, 1935 (Andrognathidae) v Japonsku vykazují podobné chování (Tallamy 2001).

Posledním příkladem členovců, mimo Heteroptera, jsou třásnokřídli (Insecta: Thysanoptera). Tallamy (2001) uvádí, že podle nepublikovaného pozorování B. J. Crespi samci rodů *Haplothrips* Amyot et Serville, 1853, *Sporothrips* Hood, 1938 a *Idolothrips* Haliday, 1852 hlídají sami snůšky od několika samic. Zdá se, že toto obranné chování se vyvinulo z chování, které vykazují příbuzné druhy, u kterých samci brání samice během páření a kladení vajíček před ostatními samci (Tallamy 2001).

3.2 Parentální péče v taxonu Hexapoda

Ze tří taxonů řazených do skupiny Entognatha je péče o potomstvo známa pouze u vidličnatek (Diplura) (Pages 1967). U zástupců taxonu Insecta (hmyz *sensu stricto*) je péče o potomstvo jedním z nejdůležitějších kritérií při určování stupně jeho sociality. Rozlišujeme druhy soliterní, subsociální, komunální, kvazisociální, semisociální, eusociální, parasociální a presociální. **Soliterní** druhy nepečují o své potomstvo a nevytvářejí společná hnízda. **Subsociální** druhy se vyznačují tím, že dospělci již pečují o nedospělé potomky. Pokud více jedinců jedné generace používá společné hnízdo, ale péči o potomstvo nesdílí, jedná se o druh **komunální**. Pokud více jedinců stejné generace sdílí hnízdo, kde se společně starají o své potomky, je to druh **kvazisociální**. U **semisociálního** druhu platí předchozí a navíc existuje kasta jedinců, kteří se pouze rozmnožují a ostatní členové společenstva se o ně starají. **Eusociální** druh má tuto kastu také, ale v péči o potomstvo zde pomáhají i jedinci dalších generací. Dále můžeme mluvit ještě o druzích **parasociálních**, pokud se jedná o formy chování na hranici mezi výše uvedenými. **Presociální** chování je souhrnné označení pro výše uvedené typy sociálního chování, které nedosahují stupně eusociality (Michener 1969; Hanelová 2005; Žďárek 2013).

K parentálnímu chování u hmyzu vede většinou existence přirozených predátorů a parazitoidů. Často je akceptováno, že nebezpečí predace a/nebo parazitace závisí na charakteristice snůšky vajíček, na jejím umístění, způsobu kladení a počtu vajíček ve snůšce (Tallamy a Schaefer 1997). Způsob kladení vajíček tedy může následně vést ke vzniku parentální péče i s jeho důsledky pro fitness. Navíc by také chování larev po vylíhnutí mohlo souviset s evolucí chování jejich rodičů (Nakahira a Kudo 2008). Pokud budou mít například potomci po líhnutí tendenci k rychlé disperzi, bude to znesnadňovat snahy o jejich krmení.

Optimalizace fitness zahrnuje trade-off mezi současnou a budoucí reprodukcí. Z toho můžeme do jisté míry predikovat i výskyt postzygotického parentálního chování. Iteroparní hmyz (rozmnožuje se vícekrát za život) má menší předpoklady pro rozvoj mateřské péče než hmyz semelparní (rozmnožuje se jednou za život), protože u něj by další investice do jedné snůšky příliš snižovala možnost následné reprodukce (Tallamy a Brown 1999).

Přehled taxonů hmyzu, u kterých se vyskytuje parentální péče, je v tabulce č. 1 rozdělen podle typu péče a zvláště jsou uvedeny taxony, ve kterých se vyskytují eusociální druhy. Mezi nejznámější druhy s rozvinutou péčí o potomstvo patří zástupci taxonů Hymenoptera (blanokřídlí) a Isoptera (termity) kteří jsou v současnosti akceptováni jako vnitřní skupina řádu švábi (Blattodea). Recentně byla objevena eusocialita u brouků (Coleoptera), konkrétně u druhu *Austroplatypus incompertus* (Schedl, 1968) (Kent a Simpson 1992). U mšic je užívání pojmu eusocialita sporné, protože se jedná o klony (Stern a Foster 1997).

Tabulka č. 1. Známé případy parentální péče u hmyzu (Insecta)

Na základě údajů Kent a Simpson (1992), Stern a Foster (1997) a Hanelová (2005)

Typ péče	Taxon
Maternální	škvoři (Dermaptera)
	kudlanky (Mantodea)
	švábi (Blattodea)
	snovatky (Embioptera)
	sarančata (Caelifera)
	pisivky (Psocoptera)
	ploštice (Heteroptera)
	křísi (Auchenorrhyncha)
	blanokřídlí (Hymenoptera)
	motýli (Lepidoptera)
	dvoukřídlí (Diptera)
Paternální	třásnokřídlí (Thysanoptera)
	ploštice (Heteroptera)
Biparentální	škvoři (Dermaptera)
	švábi (Blattodea)
	ploštice (Heteroptera)
	brouci (Coleoptera)
Eusociální druhy	všekazi (Blattodea: Isoptera)
	třásněnky (Thysanoptera)

	mšice (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aphidomorpha)
	blanokřídlí (Hymenoptera)
	brouci (Coleoptera: <i>Austroplatypus incompertus</i>)

3.2.1 Subsocioalita u hmyzu

Následující kapitola se detailněji věnuje subsociálnímu chování u hmyzu, protože hlavním tématem této práce jsou subsociální zástupci čeledi Cydnidae. Ačkoliv chování před kladením vajíček, jako je stavba hnízda nebo manipulace s různými zdroji, může být pro potomstvo užitečné, subsocioalita je z definice omezena na **rodičovské chování po nakladení vajíček, které podporuje přežívání, růst a vývoj potomstva**. Jedná se o nejjednodušší úroveň sociální interakce mezi rodičem a potomkem (Tallamy a Wood 1986).

Rodičovské chování hmyzu zahrnuje souvislou škálu míry péče od pasivního hlídání vajíček po složitý soubor groomingu, krmení, ochranného a hnízdního chování. Různé druhy chování mají také různé úrovně komplexity. Tato péče může být členěna do tří skupin chování:

- a) fyzická ochrana potomků před nebezpečím
- b) ochrana důležitých potravních zdrojů pro potomky
- c) usnadnění krmení potomků

Efektivita tohoto chování, které neutralizuje nebo zlehčuje nevýhodné podmínky, je dokládána konvergencí evoluce takového chování napříč velice nepříbuznými vývojovými liniemi živočichů jako jsou například desetinožci (Decapoda), štírci (Pseudoscorpiones) a polokřídlí (Hemiptera) (Eason 1964; Jarvis a King 1972; Little 1976; Weygoldt 1969).

Více než subsocioalita je veřejnosti známá eusocioalita hmyzu, která se však v evoluci vyvinula jen u několika málo druhů. Subsocioalita je jednodušší forma sociálního chování a pravděpodobně proto se objevuje u daleko většího počtu druhů.

4. Výskyt péče o potomstvo v taxonu Heteroptera

V rámci taxonu Heteroptera neznáme druhy, které by dosáhly stupně eusociality, ale je to taxon s vysokým výskytem druhů subsociálních. U jeho zástupců se vyskytují všechny typy parentální péče (paternální, maternální, biparentální).

Obecně je akceptována hypotéza, že parentální péče je v evoluci velmi pokročilý znak chování. Oproti tomu navrhuje Tallamy a Schaefer (1997) opačnou hypotézu, totiž že parentální péče v taxonu Heteroptera je znakem ancestrálním, tedy původním typem reprodukčního chování.

Přehled výskytu parentální péče v tomto taxonu je shrnutý v tabulce č. 2. Hanelová (2005) v diplomové práci detailně studovala původní zdroje o výskytu péče o potomstvo v rámci ploštic a kriticky je zhodnotila. V následujícím textu je čerpáno hlavně z této studie (Hanelová 2005), přičemž některá uváděná data byla doplněna a/nebo opravena podle původních prací.

Tabulka č. 2. Přehled čeledí s výskytem parentální péče v taxonu Heteroptera

Zdroje jsou uvedeny v tabulce u jednotlivých čeledí

Zkratky: **M** – maternální péče, **P** – paternální péče, **BI** – biparentální péče, **T** – trofobióza, sdílení péče s mravenci, **par** – parentální péče bez bližšího určení, **n** – druh nepečuje o potomky přímo, ale vykazuje některý z prvků parentálního chování, * – označení čeledi klasifikované v nadčeledi Pentatomoidea

Čeď	Zástupci	Typ péče
Aepophilidae	<i>Aepophilus bonnairei</i> Signoret, 1879	M
	zdroj: Hanelová (2005)	
*Acanthosomatidae	<i>Anaxandra gigantea</i> (Matsumura, 1913)	M
	<i>Elasmotethus cruciatus</i> (Say, 1831)	par
	<i>Elasmucha dorsalis</i> (Jakovlev, 1876)	M
	<i>Elasmucha ferrugata</i> (Fabricius, 1787)	M
	<i>Elasmucha fieberi</i> (Jakovlev, 1864)	M
	<i>Elasmucha grisea</i> (Linnaeus, 1758)	M
	<i>Elasmucha lateralis</i> (Say, 1831)	M
	<i>Elasmucha putoni</i> Scott, 1874	M
	<i>Elasmucha signoreti</i> Scott, 1874	M
	<i>Sastragala esakii</i> Hasegawa, 1959	M
	<i>Sastragala scutellata</i> (Scott, 1874)	M

	<i>Sinopla perpunctatus</i> Signoret, 1864	M
	zdroje: Hanelová (2005), Hanelová a Vilímová (2013)	
Aradidae	<i>Brachyrhynchus membranaceus</i> (Fabricius, 1798)	par
	<i>Ctenoneurus hochstetteri</i> (Mayr, 1866)	M
	<i>Neuroctenus elongatus</i> Osborn, 1903	par
	<i>Neuroctenus pseudonymus</i> Bergroth, 1898	M
	<i>Neuroctenus simplex</i> (Uhler, 1876)	par
	zdroj: Hanelová (2005)	
Belostomatidae	Belostomatinae: <i>Abedus herberti</i> (Hidalgo, 1935)	P
	<i>Abedus indentatus</i> (Haldeman, 1854)	P
	<i>Belostoma flumineum</i> Say, 1832	P
	<i>Belostoma malkini</i> Lauck, 1962	P
	<i>Diplonychus major</i> Esaki, 1934	par
	<i>Limnogeton fieberi</i> Mayr, 1853	P
	<i>Sphaerodema rusticus</i> (Fabricius, 1794)	par
	Lethocerinae: <i>Lethocerus americanus</i> (Leidy, 1847)	BI
	<i>Lethocerus deyrollei</i> (Vuillefroy, 1864)	P
	zdroje: Hoffmann (1926), Smith (1980), Hanelová (2005)	
Coreidae	<i>Phyllomorpha laciniata</i> (Villers, 1789)	P
	<i>Physomerus grossipes</i> (Fabricius, 1794)	M
	<i>Plunentis porosus</i> Stål, 1860	P
	<i>Plunentis yurupucu</i> Brailovsky, 1989	P
	<i>Scolopocerus uhleri</i> Distant, 1881	P
	zdroj: Hanelová (2005)	
*Cydnidae	<i>Adomerus rotundus</i> Hsiao, 1977	M
	<i>Adomerus triguttulus</i> (Motschulsky, 1886)	M
	<i>Adomerus variegatus</i> (Signoret, 1884)	M
	<i>Adrisa erichsoni</i> Signoret, 1881	M
	<i>Adrisa magna</i> (Uhler, 1860)	n
	<i>Canthophorus dubius</i> (Scopoli, 1763)	M
	<i>Canthophorus melanopterus</i> (Herrich-Schäffer, 1835)	M
	<i>Canthophorus niveimarginatus</i> Scott, 1874	M
	<i>Cydnus atterimus</i> (Forster, 1771)	M
	<i>Legnotus limbosus</i> (Geoffroy, 1785)	M
	<i>Macroscytus japonensis</i> Scott, 1874	n
	<i>Melanaethus crenatus</i> (Signoret, 1883)	n
	<i>Sehirus cinctus</i> (Palisot, 1811)	M
	<i>Sehirus luctuosus</i> Mulsant & Rey, 1866	M
	<i>Tritomegas bicolor</i> (Linnaeus, 1758)	M
	<i>Tritomegas sexmaculatus</i> (Rambur, 1839)	M

	zdroje: Hanelová (2005), Filippi <i>et al.</i> (2009), Mukai <i>et al.</i> (2010), Cervantes <i>et al.</i> (2013), Inadomi <i>et al.</i> (2014), M. Gogala (<i>in lit.</i>)	
*Dinidoridae	<i>Cyclopelta</i> sp.	par
	zdroj: Hanelová (2005)	
Gelastocoridae	<i>Nerthra martini</i> Todd, 1954	M
	zdroj: Hanelová (2005)	
Gerridae	<i>Halobates wuellerstorffi</i> Frauenfeld, 1867	M
	<i>Rhagadotarsus</i> sp.	par
	zdroj: Hanelová (2005)	
*Parastrachiidae	<i>Parastrachia japonensis</i> (Scott, 1880)	M
	zdroje: Tachikawa a Schaefer (1985), Filippi <i>et al.</i> (2001), Hanelová (2005)	
*Pentatomidae	<i>Antiteuchus sepulcralis</i> (Fabricius, 1803)	M
	<i>Antiteuchus tripterus tripterus</i> (Fabricius, 1787)	M
	<i>Antiteuchus tripterus limbiventris</i> Ruckes, 1964	par
	<i>Edessa nigropunctata</i> Berg, 1884	P
	<i>Eumecopus</i> sp.	par
	<i>Eurystethus microlobatus</i> Ruckes, 1966	par
	<i>Chlorocoris atrispinus</i> Stål, 1862	par
	<i>Lopadusa augur</i> Stål, 1860	P
	zdroje: Bequaert (1935), Hanelová (2005), Requena <i>et al.</i> (2010)	
*Phloeidae	<i>Phloea corticata</i> Drury, 1773	M
	<i>Phloea paradoxa</i> Burmeister, 1835	M
	<i>Phloea subquadrata</i> Spinola, 1837	M
	<i>Phloeophana longirostris</i> (Spinola, 1837)	M
	zdroj: Hanelová (2005)	
*Plataspidae	<i>Caternaultiella rugosa</i> Schouteden, 1909	T
	<i>Tetrisia vacca</i> Webb, 2004	T
	<i>Tropidotylus minister</i> Dolling, 1987	T
	<i>Tropidotylus servus</i> Dolling, 1987	T

	zdroje: Maschwitz <i>et al.</i> (1987), Dejean <i>et al.</i> (2000), Waldkircher <i>et al.</i> (2004)	
Reduviidae	<i>Agriosphodrus dohrni</i> (Signoret, 1862)	par
	<i>Atopozelus pallens</i> (Herrich- Schaeffer, 1848)	BI
	<i>Endochus cingalensis</i> Stål, 1861	M
	<i>Ghilianella</i> sp.	M
	<i>Occamus typicus</i> (Sundararaju, 1984)	M
	<i>Pisilus tipuliformis</i> (Fabricius, 1794)	M
	<i>Rhynocoris albopilosus</i> (Signoret, 1858)	P
	<i>Rhynocoris albopunctatus</i> (Stål, 1855)	P
	<i>Rhynocoris carmelita</i> (Edwards, 1962)	M
	<i>Rhynocoris tristis</i> (Stål, 1855)	P
	<i>Stenolemus arachniphagus</i> Maldonado-Capriles & van Doesburg, 1966	P
	zdroje: Tallamy <i>et al.</i> (2004), Hanelová (2005), Luo <i>et al.</i> (2010)	
*Scutelleridae	<i>Augocoris illustris</i> (Fabricius, 1781)	par
	<i>Cantao ocellatus</i> (Thunberg, 1784)	M
	<i>Cantao parentum</i> (White, 1839)	M
	<i>Pachycoris fabricii</i> (Burmeister, 1835)	M
	<i>Pachycoris klugii</i> Burmeister, 1835	M
	<i>Pachycoris stallii</i> Uhler, 1863	par
	<i>Pachycoris torridus</i> (Scopoli, 1772)	M
	<i>Tectocoris diophthalmus</i> (Thunberg, 1783)	M
	<i>Tectocoris lineola</i> (Fabricius, 1781)	M
	zdroje: Hanelová (2005), Williams <i>et al.</i> (2005), Tsai <i>et al.</i> (2011)	
*Tessaratomidae	<i>Agapophyta bipunctata</i> Guérin-Méneville, 1831	M
	<i>Cumare pallida</i> Blöte, 1945	par
	<i>Erga longitudinalis</i> (Westwood, 1837)	M
	<i>Garceus fidelis</i> Distant, 1893	par
	<i>Lynamorpha parens</i> Breddin, 1900	par
	<i>Lynamorpha rosea</i> Westwood, 1837	M
	<i>Musgraveia sulciventris</i> (Stål, 1863)	M
	<i>Oncoscelis australasiae</i> Westwood, 1837	par
	<i>Peltocopta crassiventris</i> (Bergroth, 1895)	M
	<i>Pygoplatys acutus</i> Dallas, 1851	M
	<i>Pygoplatys lancifer</i> Walker, 1868	par
	<i>Pygoplatys tenangau</i> Magnien, Smets, Pluot-Sigwalt & Constant, 2007	par
	<i>Stilida indecora</i> Stål, 1863	M

	zdroje: Hanelová (2005), Monteith (2006, 2011), Magnien <i>et al.</i> (2007)	
Tingidae	<i>Compseuta picta</i> Schouteden, 1923	par
	<i>Corythucha hewitti</i> Drake, 1919	par
	<i>Gargaphia iridescens</i> Champion, 1897	par
	<i>Gargaphia solani</i> Heidemann, 1914	M
	<i>Gargaphia tiliae</i> Walsh, 1864	M
	<i>Leptobyrsa decora</i> Drake, 1922	M
	zdroj: Hanelová (2005)	

4.1 Paternální péče

Výlučná paternální péče je u živočichů nejméně častá ze všech možných typů postzygotické péče o potomky. V rámci taxonu Heteroptera je takováto péče jednoznačně prokázaná u zástupců čeledí Belostomatidae a Reduviidae (Tallamy 2001).

Druhy čeledi **Belostomatidae** patří k největším zástupcům taxonu Heteroptera. Jedná se o vodní ploštice dosahující velikosti až 15 cm, které dokážou lovit i malé obratlovce (Tallamy 2001). U většiny zástupců čeledi kladou samice vajíčka na záda samcům, kteří o ně pečují (např. *Abedus herberti* (Hidalgo, 1935), *Abedus identatus* (Haldeman, 1854), *Belostoma flumineum* Say, 1832, *Limnogeton fieberi* Mayr, 1853). Samci druhu *Lethocerus deyrollei* (Vuillefroy, 1864) se starají o vajíčka, které samice klade na vodní vegetaci a větvičky nad vodní hladinou. Paternální péče byla popsána i u druhu *Diplonychus major* Esaki, 1934 (Hoffmann 1926; Smith 1980; Ichikawa 1989).

V čeledi **Reduviidae** se paternální péče vyskytuje u rodu *Rhynocoris* (Hahn, 1833), konkrétně u druhů *Rhynocoris albopilosus* (Signoret, 1858), *Rhynocoris albopunctatus* (Stål, 1855) a *Rhynocoris tristis* (Stål, 1855), u kterého byl také popsán filiální kanibalismus a dále u druhu *Stenolemus arachniphagus* (Maldonado-Capriles & van Doesburg, 1966), žijícího v sítích pavouků. Samice tohoto druhu kladou vajíčka do dvou řad pod křídla samce, který má na to tvarem přizpůsobený abdomen, což je pravděpodobně jediná možnost, jak zabránit predaci vajíček ze strany pavouka (Tallamy *et al.* 2004; Hanelová 2005; Luo *et al.* 2010).

Další případ paternální péče, a to u čeledi **Pentatomidae**, popsali Requena *et al.* (2010) u druhů *Lopadusa augur* Stål, 1860 a *Edessa nigropunctata* Berg, 1884. Po kladení samice vajíčka ihned opouští. Samci naopak zůstávají s vajíčky poté i s čerstvě vylíhnutými

nymfami. Při napadení se staví do obranné pozice mezi predátora a snůšku a samci druhu *L. augur* stříkají na predátora sekret z metathorakálních pachových žláz.

U zástupců čeledí **Coreidae** (vroubenkovití), **Gerridae** (bruslařkovití) a **Aradidae** (podkornicovití) se diskutovala možná paternální péče, protože samci často přenášejí vajíčka, jež na ně samice nakladly. Více autorů se už ale kloní k názoru, že se u těchto čeledí nejedná o paternální péči, ale spíše o sociální parazitismus, při kterém samice samce pouze využívají. Téma je stále otevřené a nabízí řadu možných interpretací. Může to být aktivní strategie samic, které tak zajistí disperzi vajíček, zabrání predaci vajíček ze strany jiných živočichů (samec chrání sám sebe a tím nechtěně i vajíčka) nebo tím mohou bránit filiálnímu kanibalismu. Také je možné, že samice pouze kladou vajíčka na nejbližší vhodný objekt, což je v tu chvíli samec (často kladou i na jiná místa, pokud mohou). Například u *Phyllomorpha laciniata* (Villers, 1789), zástupce čeledi Coreidae, se podařilo dokázat, že kladení na samce je obranná strategie proti mravencům, kteří jsou hlavními predátory vajíček (Kaitala *et al.* 2000).

Evoluce otcovské péče úzce souvisí s typem oplození. Vnitřní oplození vytváří fyzické rozpojení mezi samcem a vajíčky, která oplodnil. Samec také nemá garanci otcovství nakladených vajíček. Při kladení vajíček už je přítomná pouze samice, proto evoluce upřednostní mateřskou péči před otcovskou (Tallamy 2001).

V některých případech může být cena péče o vajíčka u samců redukována, protože všechny samice přicházejí klást vajíčka na stejné místo, takže samci mohou pokračovat v péči o vajíčka či potomstvo i v průběhu dalšího páření (Clutton-Brock 1991).

4.2 Maternální péče

První zmínka o mateřském chování ploštic pochází již z roku 1764, kdy Modeer popsal mateřskou ochranu vajíček u ploštice *Elasmucha grisea* Linnaeus, 1758 z čeledi Acanthosomatidae (Tallamy a Brown 1999). Od té doby bylo mateřské chování ploštic mnohokrát popsáno, studováno a existuje o něm velmi mnoho studií.

U subsociálních zástupců Heteroptera nejvíce samic klade vajíčka ve shlucích, které připevňují na substrát, listy či stonky rostlin, zaujímají typickou rozkročenou obrannou pozici na vajíčkách a agresivně odpovídají na

přibližující se nepřátele (obr. 1).

Mnoho studií ukázalo adaptivní význam tohoto způsobu parentální péče. Některé druhy rozšířily parentální péči o pohybování se s nymfami; rodiče se usadí vedle krmících se nymf a zaujímají specifickou obrannou pozici proti potenciálním predátorům. U několika jiných taxonů subsociálních Heteroptera přichycují rodiče nakladená vajíčka na své tělo nebo

Obr. 1
Samice *Elasmucha ferrugata* rozkročená v obranném postoji nad snůškou
Převzato z diplomové práce J. Hanelové (2005)



vytvářejí ze snůšky kulovitý útvar, který mohou snadno přenášet (Nakahira a Kudo 2008). U čeledí Cydnidae, Parastrachiidae a Phloeidae se dokonce vyskytuje přinášení potravy nymfám a jejich krmení (např. Hanelová a Vilímová 2013).

Mateřské chování bylo zaznamenáno u druhů z 15 čeledí ploštic, podrobný výčet je uvedený v tabulce č. 2.

Mateřská péče u Hemiptera není omezena na taxony žijící v neobvykle drsném prostředí a neposkytuje svým nositelům zvláštní výhody jako větší míru přežití či neobvyklou míru radiace. Naopak je mateřská péče energeticky nákladným chováním. Ve srovnání se samicemi příbuzných asociálních taxonů jsou samice a potomci pod jejich ochranou více vystaveni predátorům, mají redukovanou plodnost a nižší přirozený přírůstek. Nároky na samici jsou tak vysoké, že subsociální hmyz vyvinul mechanismy k jejich redukci, jako například kladení do cizího hnízda, sdílení péče o potomstvo s mravenci a vyhýbání se nebezpečí v době, kdy je samice nejplodnější. Většina hemipterního hmyzu opustila možnost mateřské péče ve prospěch řady alternativ ochrany vajíček před nebezpečím z prostředí bez ztráty života či plodnosti. Tyto metody kladení vajíček jsou tak úspěšné, že je používá téměř 95% taxonů. Ve skutečnosti je mateřská péče výhodná jen pokud je kladení vajíček omezené v prostoru a čase, například efemerním zdrojem potravy (Tallamy a Schaefer 1997).

4.3 Biparentální péče

Jeden z mála případů biparentální péče u ploštíc popsali Ralston (1977) a později Tallamy *et al.* (2004) u druhu *Atopozelus pallens* (Herrich, 1848) (Reduviidae). Tento druh žije ve Střední Americe a v severní části Jižní Ameriky. Samička při kladení spojuje až 13 vajíček do jednotlivých shluků na stéblech hostitelské rostliny rodu *Pithecellobium*. Samice aktivně brání shluky vajíček před predátory, kteří je často využívají jako zdroj potravy. Autoři experimentálně prokázali, že samci brání vajíčka také, ale jejich agresivní chování nebylo závislé na velikosti snůšky. Dospělci se mohou při hlídání snůšek dále živit a samice mohou průběžně klást další vajíčka, takže je tento typ péče málo náročný na zdroje. Dále by se měla biparentální péče vyskytovat u druhu *Lethocerus americanus* (Leidy, 1847) (Belostomatidae) (Bequaert 1935).

5. Péče o potomstvo v nadčeledi Pentatomoidea

Konsenzuálně se jedná o nejodvozenější zástupce ploštíc. Většina druhů kněžic je velká, nápadná, některé jsou škůdci a často se zde vyskytuje péče o potomstvo. Zřejmě i proto jsou zástupci nadčeledi Pentatomoidea nejvíce studovanou skupinou v taxonu Heteroptera. Přehled výskytu mateřské péče u zástupců nadčeledi Pentatomoidea uvádí podrobně Hanelová (2005) a Matesco *et al.* (2014). Ani jeden z uvedených autorů však nepodává naprosto aktuální přehled všech dosud popsaných druhů s výskytem parentální péče. Matesco *et al.* (2014) uvádějí maternální péči u zástupců rodu *Acanthosoma* Curtis, 1824, u kterých se podle ostatních autorů nevyskytuje. Naopak neuvádí výskyt péče u rodů *Sastragala* Amyot & Serville, 1843 a *Sinopla* Signoret, 1864, v rámci čeledi Cydnidae neuvádí rody *Adrisa* Amyot and Serville, 1843, *Legnotus* Loew, 1855, neuvádí čeleď Plataspidae, v rámci čeledi Tessaratomidae neuvádí rody *Agapophyta* Guerin, 1831, *Lynamorpha* Westwood, 1837, *Musgraveia* Leston & Scudder, 1957, *Peltocopta* Bergroth, 1904 a *Stilida* Stål, 1864. Autoři použili výskyt mateřské péče jen jako jeden ze znaků pro kladistickou analýzu studované skupiny ploštíc. Zde uvedený výskyt znaku je však nepřesný.

5.1 Maternální péče sdílená s mravenci

Trofobióza je mutualistická interakce zástupců dvou druhů. Jeden druh je většinou fytofág sající z floému rostlin, který tak přijímá nadměrné množství tekutiny, jejíž přebytek vylučuje ve formě medovice, tekutého exkretu bohatého na rozpuštěné jednoduché cukry a aminokyseliny. Zástupce druhého druhu se živí touto medovicí a na oplátku chrání první druh před jeho přirozenými predátory. Tento vztah je běžně znám mezi mravenci a zástupci taxonu Hemiptera, jako jsou např. mšice (Aphidoidea), molice (Aleyrodoidea), červcovití (Pseudococcidae), červci (Coccoidea), pidikřisci (Cicadellidae) a ostnohřbetky (Membracidae). Mezi mravenci a plošticemi není však trofobióza příliš rozšířená a známe ji pouze u druhů žijících v tropických deštných pralesích jihovýchodní Asie a Afriky (Buckley 1987; Guerra a Camarota 2011).

Poprvé popsal trofobiózu ploštic a mravenců Green (1900) u zástupce rodu *Coptosoma* (Geoffroy, 1785) (Plataspidae) na Cejlonu a poté China (1931) u druhu *Coptosomoides myrmecophylus* China, 1931 (Plataspidae) na Sumatře. Maschwitz a Klinger (1974) pozorovali mutualismus mezi mravenci a zástupci čeledi Coreidae v Malajsii. Posléze Maschwitz *et al.* (1987) identifikovali druh ploštic jako *Hygia cliens* Dolling, 1987 a popsali dva nové případy trofobiózy s mravenci u rodu *Cloresmus* Stål, 1860 (Coreidae) a druhu *Notobitus affinis* (Dallas, 1852) (Coreidae).

Waldkircher *et al.* (2004) popsali nový druh čeledi Plataspidae, *Tetrisia vacca* Webb, 2004, který produkuje medovici a je ochraňován mravenci rodu *Technomyrmex* Mayr, 1872 v poloostrovní části Malajsie. Blüthgen *et al.* (2006) nedávno popsali trofobiózu mezi mravenci a dvěma blíže neurčenými druhy z čeledi Coreidae a jedním z čeledi Plataspidae v deštných pralesích Bornea.

Nejlépe popsáný případ trofobiózy mezi mravenci a plošticemi je z Kamerunu, kde mravenci druhů *Camponotus brutus* Forel, 1886 (Formicinae) a *Myrmecaria Opaciventris* Emery, 1893 (Myrmicinae) brání ploštic druhu *Caternaultiella rugosa* Schouteden, 1908 (Plataspidae) proti larvám brouků z čeledi slunéčkovitých (Coccinellidae) a parazitoidním vosičkám. Mravenci pro ploštic staví speciální úkryty a pomáhají chránit vajíčka a nymfy prvního instaru před predátory. Samice ploštic se během dne střídají v péči s mravenci a mají tedy možnost klást další snůšky. V případě, že mravenci již nemají kapacitu na hlídání, dospělé ploštic péči přebírají. Snůšky a vajíčka brání dospělé ploštic a poslední nymfální

instary tak, že se shlukují kolem a nad vajíčky a nymfami prvního instaru a tvoří tak živý ochranný štít (Dejean *et al.* 2000; Gibernau a Dejean 2001).

Guerra *et al.* (2011) popsali trofobiózu u málo známého druhu *Eurystethus microlobatus* Ruckes, 1966 (Pentatomidae: Discocephalinae). Tento druh žije gregariózně na rostlinách *Psittacanthus robustus* (Loranthaceae) v jihovýchodní Brazílii. Dospělci chrání svými těly vajíčka a mladé nymfy a při podráždění vypouštějí obranné látky. Samci, samice i starší nymfy neustále produkují medovici, kterou se živí mravenci druhů *Camponotus rufipes* Fabricius, 1775, *Camponotus melanoticus* Emery, 1894, *Camponotus crassus* Mayr, 1862 (Formicinae) a *Cephalotes pusillus* Klug, 1824 (Myrmicinae). Před predátory plošnice chrání zejména druh *C. rufipes*, který odhání i ostatní zmíněné druhy mravenců.

5.2 Hlídání vajíček a nymf

O nakladená vajíčka pečují u subsociálních zástupců nadčeledi Pentatomoidea pouze samice. Samčí péče nebyla v rámci Pentatomoidea popsána v jakékoliv podobě. Samice klade vajíčka do jednoho soudržného útvaru, který je limitován velikostí jejího těla (Hanelová 2005). To by mohlo vysvětlit evoluční trend zvětšování velikosti těla u subsociálních linií.

Samice pečuje o vajíčka tím, že stojí nad snůškou a brání jí tak vlastním tělem proti případným predátorům, dále pak může být přítomné další obranné chování jako komíhání abdominem, krátkodobé víření křídel či vypouštěním sekretu z pachových žláz (souhrn Hanelová 2005). Při velkém vyrušení samice některých druhů celou snůšku přenášejí na jiné místo. Hlídání vajíček se vyskytuje u čeledí Acanthosomatidae, Cydnidae, Dinidoridae, Parastrachiidae, Pentatomidae, Phloeidae, Scutelleridae a Tessaratomidae (tabulka č. 2). Po vylíhnutí přechází péče o snůšku u většiny druhů v péči o nymfy, jejíž trvání je druhově variabilní.

5.3 Transport nymf

Transport nymf samicí neboli larvální forézie byla v rámci Pentatomoidea popsána u zástupců čtyř čeledí - Cydnidae (*Adomerus triguttulus* (Motschulsky, 1886), *Legnotus limbosus* (Geoffroy, 1785), *Sehirus cinctus* (Palisot, 1811)), Parastrachiidae (*Parastrachia japonensis* (Scott, 1880)), Phloeidae (všechny druhy) a Tessaratomidae (druhy *Pygoplatys acutus* Dallas,

1851, *Pygoplatys lancifer* Walker, 1868, *Erga longitudinalis* (Westwood, 1837)) (souhrn Hanelová 2005).

5.4 Obstarání potravy pro nymfy

U zástupců nadčeledi Pentatomoidea se vyskytuje u hmyzu jinak vzácné zásobování potomků potravou. Aktivní přinášení zdroje potravy nymfám do hnízda, typicky plodů hostitelské rostliny, se vyskytuje jen u dvou čeledí: Cydnidae – vyskytuje se u většiny subsociálních druhů i u některých asociálních druhů (podrobněji v kapitole č. 6) a blízce příbuzné čeledi Parastrachiidae. U druhu *Sehirus cinctus* (Palisot, 1811) byl objeven pachový signál, označovaný jako vyprošovací feromon, kterým nymfy stimulují samici k přinášení potravy (Köllicker *et al.* 2005).

Predigesce potravy matkou pro mladé nymfy byla popsána v rámci čeledi Cydnidae (*Cydnus aterrimus* (Forster, 1771)) a Phloeidae (Schorr 1957; Hanelová 2005).

Do obstarávání potravy pro nymfy můžeme řadit i produkci trofických vajíček. Tato vajíčka jsou neživotaschopná, slouží jako první potrava nymfám a obecně se dělí na trofická vajíčka kladená před líhnutím (tzv. „prehatch trophic eggs“) a po líhnutí nymf („posthatch trophic eggs“) (Filippi *et al.* 2009). Na funkci trofických vajíček v současnosti existují dva hlavní názory. První vnímá jejich produkci jako rozšíření mateřské péče v zásobování potomků potravou (Alexander 1974), jiní autoři interpretují jejich funkci jako řešení sourozeneckého kanibalismu v rámci konfliktu rodič-potomek (Trivers 1985; Crespi 1992; Mock a Parker 1997).

6. Péče o potomstvo v čeledi Cydnidae

Čeď Cydnidae (hrabulky) je v rámci ploštic (Heteroptera) řazena do nadčeledi Pentatomoidea v taxonu Pentatomomorpha. Jako první ji stanovil Billberg roku 1820. Zástupci Cydnidae jsou velcí od 2 do 20 mm, tělo mají oble vypouklé, s hladkým, lesklým povrchem. Většina zástupců je tmavé barvy, ale vyskytují se i světlé druhy. Mají širokou zploštělou hlavu a nohy adaptované k hrabání. Čeď zahrnuje přes 600 druhů (Dolling 1981).

Jak název napovídá, většina hrabulek žije pod povrchem půdy, některé až 1,5 m hluboko, kde sají na kořenech živných rostlin (Schuh a Slater 1995). Zástupci této čeledi jsou rozšíření kosmopolitně.

Cydnidae pravděpodobně patří do evolučně starší linie ploštic, která byla omezena na jednu polokouli nebo dokonce na jeden region, ze kterého během evoluce radiovala (Schuh a Slater 1995). Schaefer (1972) rozvíjí myšlenku, že čím jsou ploštice ze skupiny Trichophora (zahrnuje taxony ploštic, u kterých jsou vyvinuty smyslové sety = trichobothrie na ventru abdominu) větší a čím výše na rostlinách žijí, tím jsou evolučně mladší. Podle této teorie by hrabulky byly řazeny k nejstarším liniím trichophorních ploštic a mohli bychom očekávat, že budou vykazovat starobylé znaky, ke kterým patří i existence a typ parentální péče.

U zástupců čeledi Cydnidae se vyskytuje komplexní subsociální chování, které zahrnuje hlídání potomků, přinášení potravy nymfám a produkci trofických vajíček. Takové chování je mimo čeleď Cydnidae v taxonu Hemiptera známé jen u blízce příbuzné čeledi Parastrachiidae a zdá se, že se v evoluci vyvinulo pouze jednou u jejich společného předka (Inadomi *et al.* 2014).

6.1 *Adomerus rotundus*

Adomerus rotundus Hsiao, 1977 je japonský druh Cydnidae klasifikovaný v podčeledi Sehirinae. Jeho biotopem jsou pásy luk sousedící s pastvinami a poli. Samice se živí plody hostitelské rostliny *Lamium amplexicaule* (Lamiaceae) a staví hnízdo obvykle pod nebo vedle drobných objektů, jako jsou kameny, kořeny a zbytky rostlin. Do hnízda kladou vajíčka ve snůšce sférického tvaru, kterou hlídají šet až sedm dnů do líhnutí nymf a při napadení zaujímají obranný postoj. Na povrch snůšky klade samice trofická vajíčka. Bylo pozorováno, že samice *A. rotundus* klade oba typy těchto trofických vajíček a nymfy se po vylíhnutí živí nejdříve vajíčky kladenými po líhnutí a až poté vajíčky kladenými před líhnutím. Samice střeží nymfy v hnízdě a pravidelně se vydává na sběr plodů hostitelské rostliny, které přináší do hnízda. Mezi nymfami z jedné snůšky je často pozorován kanibalismus. Mateřská péče trvá do pozdního druhého nymfálního instaru, kdy už si nymfy začínají samostatně shánět potravu (Mukai *et al.* 2012; Inadomi *et al.* 2014).

Mukai *et al.* (2012) dokázali, že samice tohoto druhu pečující o vajíčka používá mechanické vibrace k synchronizaci líhnutí vajíček v rámci jedné snůšky. Podařilo se jim

vibrace uměle napodobit a dosáhnout stejného výsledku líhnutí, jaký pozorovali se samicí. Zůstává otázkou, co je příčinou evolučního tlaku, který selektuje samice synchronizující líhnutí svých vajíček. Může se jednat o prevenci sourozeneckého kanibalismu v rámci snůšky. Nebezpečí hrozí nejen později se líhnoucím nymfám ze strany starších sourozenců, ale i naopak - bylo pozorováno, že starší nymfy byly napadeny mladšími sourozenci během svlékání. Dále je synchronizace líhnutí výhodná pro samici, která o potomky pečuje. Nymfy lépe agregují a vyžadují stejné životní podmínky ve stejný čas.

6.2 *Adomerus triguttulus*

Samice druhu *Adomerus triguttulus* (Motschulsky, 1886) (Sehirinae) také kladou před líhnutím trofická vajíčka, která poté slouží jako potrava pro vyvíjející se nymfy (Nakahira 1994). Pokud byla tato vajíčka ze snůšky uměle odebrána, nemělo to vliv na míru přežití nymf. Nymfy se živily na plodech hostitelské rostliny, které byly pro jejich přežití klíčové. Pokud neměly plody k dispozici a živily se jen trofickými vajíčky, jen některé nymfy se dožily začátku druhého nymfálního instaru a žádné nepřežily déle. Nymfy, které neměly v dosahu trofická vajíčka, často pojídaly životaschopná vajíčka sourozenců. To by vysvětlovalo, proč se i u tohoto druhu vyskytuje synchronizované líhnutí. Jedná se možná o adaptaci proti sourozeneckému kanibalismu. V terénu také bylo zjištěno, že samice klade trofická vajíčka na povrch snůšky a ta jsou často napadána predátory jako první. Tvoří tak ochrannou bariéru životaschopným vajíčkům (Kudo a Nakahira 2004).

Kromě trofických vajíček slouží nymfám jako potrava semínka máty, která nezbytně potřebují a která jim samice nosí do hnízda po jejich vylíhnutí po dobu trvání prvního nymfálního instaru (Kudo a Nakahira 2004; Mukai *et al.* 2010).

Nakahira a Kudo (2008) také v terénu pozorovali obranné chování samic, které pečovaly o snůšky vajíček v mělkých jamkách v zemi. Při intenzivním dráždění samice přenesla svoji snůšku na nové místo pod listím tak, že jí táhla pomocí předních končetin a styletů. Největší naměřená vzdálenost transportu byla 15 cm.

6.3 *Adomerus variegatus*

Adomerus variegatus (Signoret, 1884) (Sehirinae) obývá listnaté lesy v severním Japonsku a Rusku.

V Japonsku je hostitelskou rostlinou jilm japonský *Ulmus davidiana* var. *japonica*. Samice 14 dní nepřetržitě hlídá nakladená vajíčka, aniž by přijímala potravu a ještě před líhnutím klade trofická vajíčka. Snůšku vajíček drží nohama pod svým abdominem a při podráždění zaujímá obranný postoj, při kterém

Obr. 2

Samice *Adomerus variegatus* přináší nymfám plod jilmu, který je větší než ona sama

Převzato z Mukai *et al.* (2010)



nastavuje dorsum jako štít. Okamžitě po vylíhnutí vajíček začne samice přinášet nymfám plody jilmu (obr. 2). Frekvence zásobování je nejvyšší v době druhého nymfálního instaru a trvá až do instaru třetího. Samice nabodne svým ústním ústrojím stopku nažky, což jí umožňuje pohybovat nohama bez kontaktu s rozšířeným oplodím. V podmínkách laboratorního chovu se nymfy staly nezávislými na péči zhruba po 12 dnech, během čtvrtého instaru (Mukai *et al.* 2010).

6.4 *Adrisa erichsoni*

Faithfull (1987) odchytil a pozoroval v Melbourne samice druhu *Adrisa erichsoni* Signoret, 1881. Samice přenášely plody hostitelské rostliny *Acacia saligna*, na kterých se živily. Nymfy po vylíhnutí agregovaly a samice je střežila pod svým tělem.

6.5 *Adrisa magna*

Adrisa magna (Uhler, 1860) (Cydniinae) je ploštice, která se živí semeny a plody několika druhů rostlin, jako např. *Sophora japonica* (Leguminosae), *Sapindus mukorossi* (Sapindaceae) a *Firmianna simplex* (Sterculiaceae) (obr. 3). Samice klade vajíčka jednotlivě pod zem a nepečuje o ně. Druh je považován za asociální, ovšem bylo u něj pozorováno přenášení semen do úkrytů. Samice, samci i nymfy od třetího nymfálního

Obr. 3

Adrisa magna

<http://www.flickr.com/photos/kohichiroh/8752507339/in/set-72157626357799587>

dne 30. 3. 2014



instaru přenášejí semena do úkrytů, ve kterých na nich mnohdy společně sají. Zatímco semena ploštice přenášejí jen v noci, což může být adaptace proti denním predátorům, na semenech sají i ve dne (Takeuchi a Tamura 2000). Přenášení plodů hostitelské rostliny by v tomto případě mohl být plesiomorfnní znak získaný od předků, kteří pečovali o potomky v plném rozsahu.

6.6 *Canthophorus dubius*

Podle pozorování M. Gogaly (*in lit.*) vykazuje druh *Canthophorus dubius* (Scopoli, 1763) maternální chování. Více pozorování zatím nebylo popsáno.

6.7 *Canthophorus melanopterus*

Druh *Canthophorus melanopterus* (Herrich-Schäffer, 1835) také vykazuje maternální chování (M. Gogala *in lit.*), bohužel blíže nepopsané.

6.8 *Canthophorus niveimarginatus*

Canthophorus niveimarginatus Scott, 1874 (Cephalocteninae) je hrabulka žijící v Asii na horských loukách, na kterých se vyskytuje hostitelská rostlina *Thesium chinense* (Santalaceae). Nymfy i dospělci se živí nažkami této rostliny. Ploštice se páří v období kvetení *Thesium chinense*. Samice se poté živí plody rostliny, kladou vajíčka na povrch půdy pod kameny nebo do mělkých jamek a hlídají snůšku o 50-60 vajíčkách. Současně mohou mít více snůšek. Vajíčka se zřejmě mohou líhnout i bez přítomnosti hlídající samice. Dospělci se vyskytují soliterně, ale nymfy agregují a plody hostitelské rostliny vyhledávají samostatně až od třetího instaru (Filippi *et al.* 2009).

Na rozdíl od většiny ostatních subsociálních hrabulek klade samice trofická vajíčka nejen před, ale i po líhnutí potomků. Mimo tento druh známe kladení trofických vajíček před i po líhnutí pouze u druhu *Adomerus rotundus*. Pro nymfy druhu *C. niveimarginatus* jsou trofická vajíčka kladená po líhnutí nezbytná k přežití. Pokud byla odebrána, žádná nymfa se nedožila druhého instaru (Filippi *et al.* 2009).

6.9 *Cydnus aterrimus*

Samice druhu *Cydnus aterrimus* (Forster, 1771) (Cydninae) hlídá snůšku vajíček a později i nymfy 1. instaru v jamce, kterou hloubí do země. Pokud se přiblíží jedinec stejného druhu, zvláště samec, samice vykazuje zvláštní obranné postavení. Sedí se skloněnou hlavou a zvednutým abdominem nad vajíčky, nenechá se zastrašit, dokonce se k vetřelci přiblíží a potom se proti němu rozběhne a snaží se ho zahnat. Nymfy od vylíhnutí žijí osm až devět dní společně v úzkém kontaktu se samicí, po které lezou. Po druhé ekdyzi se u larev vztah k samicí mění, přitom zůstává sociální chování nymf mezi sebou do konce 4. instaru stejné. Poté dispergují. Samice vykazuje mateřské chování v plném rozsahu, jen pokud naklade větší počet vajíček, 30-40. Experimentálně bylo zjištěno, že při nižších počtech vajíček je tendence k péči úměrně slabší, až úplně vymizí. Larvy prvního instaru nepřijímají potravu samostatně, ale ze sosáku samice (Schorr 1957). Hanelová (2005) tedy chybně uvádí, že nymfy se živí sekretem z rekta samice. Pomocí predigesce zřejmě nymfy získávají i endosymbionty.

6.10 *Legnotus limbosus*

Tachikawa a Schaefer (1985) pozorovali, že samice druhu *Legnotus limbosus* (Geoffroy, 1785) (Cephalocteninae) kladou vajíčka do sférické snůšky, kterou přenášejí. Tallamy a Schaefer (1997) uvádějí, že samice hlídá neuspořádanou snůšku vajíček v jamce v zemi.

6.11 *Macroscytus japonensis*

Filippi *et al.* (2001) zmiňují své nepublikované pozorování o přenášení plodů druhem *Macroscytus japonensis* Scott, 1874 (Cydniinae).

6.12 *Melanaethus crenatus*

Cervantes *et al.* (2013) detailně popisují chování druhu *Melanaethus crenatus* (Signoret, 1883) (Cydniinae). Tato hrabulka žije v suchých dubových lesích USA, Mexika, Kuby, Jamajky a přilehlých ostrovů. Dospělé samice nosí plody hostitelské rostliny *Richardia scabra* (Rubiaceae) do malých dutin pod kameny, kde jim slouží jako zásobárna potravy. Do stejných dutin někdy i kladou vajíčka, což nebývá

Obr. 4
Samice *Melanaethus crenatus* přenáší semeno hostitelské rostliny *Richardia scabra*
Převzato z Cervantes *et al.* (2013)



pravidlem. Vajíčka se líhnou asynchronně zhruba šest dní po nakladení a nymfální vývoj trvá od 23 do 25 dnů. Na rozdíl od subsociálních druhů hrabulek kladou samice vajíčka soliterně a nebrání vajíčka přímo vlastním tělem. O potomky ale pečují tím, že hlídají celou oblast s vajíčky a po vylíhnutí nymfám přinášejí plody hostitelské rostliny tak, jako subsociální druhy (obr. 4). Proto autoři označují toto chování za přechodné mezi neparentálním a parentálním a mohlo by se jednat o doklad průběhu evoluce parentálního chování u příbuzných taxonů Sehirinae a Parastrachiidae. Semena hostitelské rostliny jsou někdy, podobně jako u druhu

Adomerus variegatus, větší než samice. Přesto je dokáže transportovat do hnízda na vzdálenost i 50 cm.

6.13 *Sehirus cinctus*

Sehirus cinctus (Palisot, 1811) je jediný zástupce čeledi Cydnidae

(Cephalocteninae) na západní polokouli, který vykazuje parentální péči (obr. 5). Jednotlivé populace se specializují na různé druhy rostlin z čeledi hluchavkovitých (Lamiaceae). Dospělci přezimují a objevují se v druhé polovině dubna, kdy začínají růst hostitelské rostliny. Samice tohoto druhu hloubí mělké jamky, do kterých snáší okolo 120 vajíček, které následně ochraňují až do

doby líhnutí (Kight 1996, 1998). Na vetřelce reagují obranným postojem nad snůškou, kterou tak brání vlastním tělem. Během ochrany snůšky samice nepřijímá potravu. Pokud jsou

Obr. 5

Sehirus cinctus

<http://www.pbase.com/tmurray74/image/8685647>

dne 27. 3. 2014



Obr. 6

Samice *Sehirus cinctus* přináší potravu larvám v prvním instaru

<http://www.polyploid.net/bugs/bugs.html>

dne 29. 3. 2014



vajíčka experimentálně nahrazena maketami, končí svoji mateřskou úlohu o něco déle než za běžných podmínek, ale doba trvání je pokaždé velmi podobná a závisí na teplotě prostředí. Čím je teplota vyšší, tím je doba péče kratší. Souvisí to se závislostí rychlosti vývoje vajíček na jejich teplotě (Scott a Jacob 1998). Ihned po líhnutí začne samice shánět potravu pro nymfy (obr. 6), kterou tvoří plody hostitelské rostliny. Tato

péče trvá po dobu prvního nymfálního instaru, tj. 12 - 14 dnů od líhnutí při teplotě 25°C. Poté nymfy opouštějí hnízdo, čímž mateřská péče končí (Kight 1998).

Recentní práce (Köllicker *et al.* 2006) potvrdila, že krmení nymf druhu *S. cinctus* je řízeno chemickou komunikací mezi nymfami a samicí. Nymfy, které nemají dostatek potravy, uvolňují směs osmi látek, na něž samice odpovídají sběrem a přinášením potravy do hnízda. Autoři tuto směs látek označili jako „solicitation pheromone“, volně přeloženo jako „vyprošovací feromon“.

Pokus fungoval, jen pokud byly k matce přidány pouze odoranty nymf bez jejich kutikuly (Köllicker *et al.* 2005). Ta měla na maternální chování celkově inhibiční efekt, což si autoři vysvětlují tím, že kutikula obsahuje látky, které se neuvolňují do vzduchu a mají na samici inhibiční účinek. V průběhu experimentů se autorům podařilo vyfotografovat samici nesoucí na sobě nymfy prvního instaru (obr. 7).

McDonald (1968) studoval poddruh *S. cinctus albonotatus* Dallas, 1851, hrabulku běžně žijící v severní Americe. Tento druh žije na jeteli (*Trifolium* sp.) a čistci (*Stachys* sp.). Samice vytváří asi 1 cm hlubokou jamku v půdě, kam klade vajíčka, která jsou k sobě navzájem přilepena tuhou lepkavou hmotou. Posléze je v jamce i hlídá, ale také jen pasivně - na vetřelce neútočí. Vylíhnutým nymfám přináší do hnízda semena. Délka mateřské péče také závisí na teplotě prostředí. Po vylíhnutí nymf může docházet k agregacím (Hanelová 2005).

Obr. 7

Samice *Sehirus Cinctus* přenáší larvy prvního instaru
<http://www.polyploid.net/bugs/bugs.html>
dne 29. 3. 2014



6.14 *Sehirus luctuosus*

M. Gogala (*in lit.*) pozoroval několikrát maternální chování u samice druhu *Sehirus luctuosus* Mulsant & Rey 1866. Mladé nymfy se pokoušely sít na semenech rostliny *Myosotis palustris* (Boraginaceae), na kterých předtím sála jejich matka. Gogala (*in lit.*) zmiňuje, že by se snad mohlo jednat o predigesci potravy či mechanismus k přenosu endosymbiontů, ale zatím to jsou pouze nepotvrzené domněnky.

6.15 *Tritomegas bicolor*

Samice druhu *Tritomegas bicolor* (Linnaeus, 1758) (Cephaloecteninae) klade nevýrazně bílá vajíčka do malé jamky v zemi. Mladé nymfy se líhnou v červnu a dospívají během jednoho měsíce. Nymfy se živí šťávou nebo semeny hluchavky bílé (*Laminum album*) a příbuzných druhů. Je známo, že nymfy hibernují pod povrchem země (Southwood 1949). U tohoto druhu byla popsána mateřská péče o vajíčka a mladé nymfy, ale ne zásobování potravou (Inadomi *et al.* 2014).

6.16 *Tritomegas sexmaculatus*

Maternální chování druhu *Tritomegas sexmaculatus* (Rambur, 1839) (Cephaloecteninae) popisuje Boselli (1932). Samice snáší vajíčka do dutiny asi 1,5 cm pod povrchem půdy, kterou vyhloubí pod kořenem hostitelské rostliny *Ballota nigra* z čeledi hluchavkovitých. Samice stojí nad snůškou a při podráždění zaujímá obranný postoj. Takto brání i nymfy prvního instaru. Nymfy druhého instaru už se pohybují na nadzemní části hostitelské rostliny a Boselli (1932) na základě laboratorního pozorování předpokládá, že poslední úloha matky před smrtí je vyhrabat pro nymfy po ukončení jejich prvního instaru cestu na povrch, aby se mohly samy živit na hostitelské rostlině. V dutinách pod hostitelskými rostlinami tento druh nejspíše i přezimuje.

7. Péče o potomstvo v čeledi Parastrachiidae

Parastrachiidae je nejpříbuznější čeledí hrabulek (Cydnidae). Do roku 2002 byla tato skupina podčeledí v rámci Cydnidae, nyní je akceptována jako samostatná čeleď (Sweet a Schaefer 2002). Zástupci obou čeledí obývají podobné biotopy, žijí edaficky a u obou se vyskytuje podobný komplex subsociálního chování zahrnující produkci trofických vajíček, hlídání snůšky i nymf a zásobování potomků potravou. Proto se většina autorů domnívá, že takový typ péče je původní znak získaný od společného předka. Potvrzení této hypotézy je ale stále omezeno nedostatečnou znalostí jednotlivých druhů (Inadomi *et al.* 2014).

7.1 *Parastrachia japonensis*

Parastachia japonensis (Scott, 1880) je jedním ze dvou známých zástupců čeledi Parastrachiidae a v současnosti je velmi studovaným modelovým organismem ve výzkumu maternálního chování ploštic. Samice klade vajíčka do mělké jamky na povrchu půdy. Vajíčka pasivně brání a v ohrožení snůšku přenáší. (Tachikawa a Schaefer 1985; Tallamy a Wood 1986). Po vylíhnutí pečuje o nymfy do třetího nymfálního instaru a zásobuje je plody hostitelské rostliny *Schoepfia jasminodora* (Santales), které přináší

Obr. 8

Samice *Parastachia japonensis* vylučuje na snůšku bílý mucus obsahující endosymbionty
Převzato z Hosokawa *et al.* (2012)



ze vzdálenosti až 12 m od hnízda (Nomakuchi *et al.* 1998). Takto samice intenzivně pečuje pouze o jednu snůšku a po dokončení péče umírá (Filippi *et al.* 2001). Samice také před líhnutím klade trofická vajíčka. Když byla tato vajíčka ze snůšky odebrána, nymfy vykazovaly nižší přírůstky hmotnosti (Hironaka *et al.* 2005). Asi 45 minut před líhnutím vajíček začne samice z análního otvoru vylučovat na snůšku s trofickými vajíčky bílý sekret, který obsahuje střevního endosymbionta "*Candidatus Benitsuchiphilus tojoi*" nezbytného pro správné trávení mladých ploštic (obr. 8). Nymfy se po vylíhnutí nejdříve živí tímto sekretem a trofickými vajíčky (Hosokawa *et al.* 2012).

8. Závěry

Předložená studie podává aktuální přehled výskytu parentální péče u ploštic a podrobně popisuje toto chování u zástupců čeledi Cydnidae. U zástupců této čeledi se vyskytuje komplexní subsociální chování, které zahrnuje hlídání vajíček i potomků, přinášení potravy nymfám a produkci trofických vajíček. Takové chování je mimo čeleď Cydnidae v nadčeledi Pentatomoidea známe jen u blízce příbuzné čeledi Parastrachiidae a zdá se, že se v evoluci vyvinulo pouze jednou u jejich společného předka. Vzhledem k tomu, že čeledi Cydnidae a Parastrachiidae jsou v rámci Pentatomoidea skupiny méně odvozené se zdá, že by tato složitější péče o potomstvo mohla být původním znakem, který ovšem klade vyšší nároky na samici. Kladení vajíček na chráněná místa s opuštěním snůšky by pak bylo chováním odvozenějším. Tato hypotéza je testována pomocí fylogenetického stromu Grazia *et al.* (2008), na kterém jsou vyznačeny taxony vykazující parentální péči (příloha č. 1). Strom ale neobsahuje všechny rody, u nichž se parentální péče vyskytuje, takže výsledek může být zavádějící. Například v čeledi Dinidoridae není uvedený jediný popsáný subsociální rod *Cyclopelta*, v nejvíce odvozené skupině Pentatomidae chybí několik subsociálních rodů (viz tabulka č. 2). Podle těchto výsledků se zdá, že parentální péče se vyskytuje napříč celým fylogenetickým stromem nadčeledi Pentatomoidea. Objevuje se jak v bazálních čeledích Plataspidae, Cydnidae, a Parastrachiidae, tak i v odvozených čeledích Pentatomidae a Tessaratomidae (viz tabulka č. 2). V tom případě bychom nemohli přijmout hypotézu autorů Tallamy a Schaefer (1997), že většina hemipterního hmyzu opustila v evoluci původní možnost mateřské péče ve prospěch řady alternativ ochrany vajíček před nebezpečím z prostředí bez ztráty života či plodnosti.

Tato hypotéza o složitém maternálním chování jakožto plesiomorfním znaku v rámci Pentatomoidea by si nicméně zasloužila důkladnější zpracování a nemůže být potvrzena pouze na základě literární rešerše v rámci této studie.

9. Použitá literatura

- ALEXANDER, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **5**: 325–383.
- BEQUAERT, J. 1935. Presocial behavior among the Hemiptera. *Bulletin of Brooklyn Entomological Society*. **30**: 171–191.
- BLÜTHGEN, N., MEZGER, D., LINSENMAIR, K. E. 2006. Ant-hemipteran trophobioses in a Bornean rainforest – diversity, specificity and monopolisation. *Insectes Sociaux*. **53**: 194–203.
- BOSELLI, F. B. 1932. Istinti materni del *Sehirus sexmaculatus* Rbr. (Heteroptera, Cydnidae). *Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria della R. Scuola Superiore d'Agricoltura in Portici*. **26**: 1–8.
- BUCKLEY, R. C. 1987. Interactions involving plants, Homoptera, and ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **18**: 111–135.
- CERVANTES, L., MAYORGA, C., ORTEGA, M. L. 2013. Description of immature stages of *Melanaethus crenatus* (Hemiptera: Heteroptera: Cydnidae: Cydninae: Geotomini), with notes on oviposition, seed-carrying and feeding behaviors. *Florida Entomologist*. **96**: 1434–1441.
- CHINA, W. E. 1931. Morphological parallelism in the structure of the labium in the hemipterans *Coptosomoides* gen. nov., and *Bozius*, Dist. (Fam. Plataspidae), in connection with mycetophagous habits. *Annual Magazine of Natural History*. **10**: 281–286.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton, Princeton University Press.
- CRESPI, B. J. 1992. Cannibalism and trophic eggs in subsocial and eusocial insects. In: ELGAR, M. A., CRESPI, B. J. (Eds) *Cannibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa*. Oxford, Oxford University Press. Pp. 176–213.
- DEJEAN, A., GIBERNAU, M., BOURGOIN, T. 2000. A new case of trophobiosis between ants and Heteroptera. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*. **323**: 447–454.
- DOLLING, W. R. 1981. A rationalized classification of the burrower bugs (Cydnidae). *Systematic Entomology*. **6**: 61–76.
- EASON, E. H. 1964. *Centipedes of the British Isles*. London, F. Warne.
- FAITHFULL, I. 1987. Notes on the feeding habits of burrowing bugs of the genus *Adrisa* (Heteroptera: Cydnidae). *Australian Entomological Magazine*. **14**: 37–38.

- FILIPPI, L., BABA, N., INADOMI, K., YANAGI, T., HIRONAKA, M., NOMAKUCHI, S. 2009. Pre- and post-hatch trophic egg production in the subsocial burrower bug, *Canthophorus niveimarginatus* (Heteroptera: Cydnidae). *Naturwissenschaften*. **96**: 201–211.
- FILIPPI, L., HIRONAKA, M., NOMAKUCHI, S. 2001. A review of the ecological parameters and implications of subsociality in *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae), a semelparous species that specializes on a poor resource. *Population Ecology*. **43**: 41–50.
- FLEGR, J. 2009. *Evoluční biologie*. 2., opr. a rozšíř. vyd. Praha, Academia.
- GIBERNAU, M., DEJEAN, A., 2001. Ant protection of a Heteropteran trophobiont against a parasitoid wasp. *Oecologia*. **126**: 53–57.
- GRAZIA, J., SCHUH, R. T., WHEELER, W. C. 2008. Phylogenetic relationships of family groups in Pentatomoidea based on morphology and DNA sequences (Insecta: Heteroptera). *Cladistics*. **24**: 932–976.
- GREEN, E. 1900. Notes on the attractive properties of certain larval Hemiptera. *Entomologist's Monthly Magazine*. **11**: 185.
- GUERRA, T. J., CAMAROTA, F. 2011. Trophobiosis between ants and *Eurystethus microlobatus* Ruckes 1966 (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae) a cryptic, gregarious and subsocial stinkbug. *Journal of Natural History*. **45**: 1101–1117.
- HANELOVÁ, J. 2005. *Péče o potomstvo u ploštic čeledi Acanthosomatidae (Heteroptera)*. Diplomová práce, Univerzita Karlova v Praze, Praha.
- HANELOVÁ, J., VILÍMOVÁ, J. 2013. Behaviour of the central European Acanthosomatidae (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomoidea) during oviposition and parental care. *Acta Musei Moraviae, Scientiae Biologicae*. **98**: 433 – 457.
- HIRONAKA, M., NOMAKUCHI, S., IWAKUMA, S., FILIPPI, L. 2005. Trophic egg production in a subsocial shield bug, *Parastrachia japonensis* Scott (Heteroptera: Parastrachiidae), and its functional value. *Ethology*. **111**: 1089–1102.
- HOFFMANN, W. E. 1926. The life history of *Sphaerodema rusticus* Fabr. (Hemiptera, Belostomatidae). *Lingnaam Agricultural Review*. **3**: 167–176.
- HOSOKAWA, T., HIRONAKA, M., MUKAI, H., INADOMI, K. SUZUKI, N., FUKATSU, T. 2012. Mothers never miss the moment: a fine-tuned mechanism for vertical symbiont transmission in a subsocial insect. *Animal Behaviour*. **83**: 293–300.
- ICHIKAWA, N. 1989. Repeated copulations benefit of the female in *Lethocerus deyrollei* Vuillefroy (Heteroptera: Belostomatidae). *Journal of Ethology*. **7**: 113–117.
- INADOMI, K., WAKIYAMA, M., HIRONAKA, M., MUKAI, H., FILIPPI, L., NOMAKUCHI, S. 2014. Postovipositional maternal care in the burrower bug, *Adomerus rotundus* (Hemiptera: Cydnidae). *The Canadian Entomologist*. **146**: 211–218.

- JARVIS, J. H., KING, P. E. 1972. Reproduction and development in the pycnogonid *Pycnogonum littorale*. *Marine Biology*. **13**: 146–154.
- KAITALA, A., ESPADALER, X., LEHTONEN, R. 2000. Ant predation and the cost of egg carrying in the golden egg bug: experiments in the field. *Oikos*. **89**: 254–258.
- KENT, D. S., SIMPSON, J. A. 1992. Eusociality in the beetle *Austroplatypus incompertus* (Coleoptera: Curculionidae). *Naturwissenschaften*. **79**: 86–87.
- KIGHT, S. L. 1996. Concaveation and maintenance of maternal behavior in a burrower bug (*Sehirus cinctus*): a comparative perspective. *Journal of Comparative Psychology*. **110**: 69–76.
- KIGHT, S. L. 1998. Precocene II modifies maternal responsiveness in the burrower bug, *Sehirus cinctus* (Heteroptera). *Physiological Entomology*. **23**: 38–42.
- KÖLLIKER, M., CHUCKALOVCAK, J. P., BRODIE, E. D. 2005. Offspring chemical cues affect maternal food provisioning in burrower bugs, *Sehirus cinctus*. *Animal Behaviour*. **69**: 959–966.
- KÖLLIKER, M., CHUCKALOVCAK, J. P., HAYNES, K. F., BRODIE, E. D. 2006. Maternal food provisioning in relation to condition-dependent offspring odours in burrower bugs (*Sehirus cinctus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **273**: 1523–1528.
- KUDO, S., NAKAHIRA, T. 2004. Effects of trophic-eggs on offspring performance and rivalry in a sub-social bug. *Oikos*. **107**: 28–35.
- LITTLE, E. E. 1976. Ontogeny of maternal behavior and brood pheromone in crayfish. *Journal of Comparative Physiology*. **112**: 133–142.
- LUO, X. Y., ZHOU, D. K., LI, H., CHENG, W., CAI, W. 2010. Taxonomic and bionomic notes on *Agriosphodrus dohrni* (Signoret) (Hemiptera: Reduviidae: Harpactorinae). *Zootaxa*. **2358**: 57–67.
- MAGNIEN, P., SMETS, K., PLUOT-SIGWALT, D., CONSTANT, J., 2007. A new species of *Pygoplatys* Dallas (Heteroptera, Tessaratomidae) from the Damar agroforests in Sumatra: description, immatures and biology. *Nouvelle Revue d'Entomologie*. **24**: 99–112.
- MASCHWITZ, U., FIALA, B., DOLLING, W. R. 1987. New trophobiotic symbioses of ants with South East Asian bugs. *Journal of Natural History*. **21**: 1097–1107.
- MASCHWITZ, U., KLINGER, R. 1974. Trophobiontische beziehungen zwischen wanzen und ameisen. *Insectes Sociaux*. **21**: 163–166.
- MATESCO, V. C., BIANCHI, F. M., FÜRSTENAU, B. B. R. J., SILVA, P. P. D., CAMPOS, L. A., GARZIA, J. 2014. External egg structure of the Pentatomidae (Hemiptera: Heteroptera) and the search for characters with phylogenetic importance. *Zootaxa*. **3768**: 351–385.

- MCDONALD, F. J. D. 1968. Some observations on *Sehirus cinctus* (Palisot de Beauvois) (Heteroptera: Cydnidae). *Canadian Journal of Zoology*. **46**: 855–858.
- MICHENER, C. D. 1969. Comparative Social Behavior of Bees. *Annual Review of Entomology*. **14**: 299–342.
- MOCK, D. W., PARKER, G. A. 1997. *The evolution of sibling rivalry*. Oxford, Oxford University Press.
- MONTEITH, G. B. 2006. Maternal care in Australian oncomerine shield bugs (Insecta, Heteroptera, Tesseratomidae). In: RABITSCH W. (Ed.). Hug the bug - For love of true bugs. Festschrift zum. 70. Geburtstag von Ernst Heiss. *Denisia* **19**: 1135–1152.
- MONTEITH, G. B. 2011. Maternal care, food plants and distribution of Australian oncomerine (Hemiptera: Heteroptera: Tesseratomidae). *Australian Entomologist*. **38**: 37–48.
- MUKAI, H., HIRONAKA, M., BABA, N., YANAGI, T., INADOMI, K., FILIPPI, L., NOMAKUCHI, S. 2010. Maternal-care behaviour in *Adomerus variegatus* (Hemiptera: Cydnidae). *The Canadian Entomologist*. **142**: 52–56.
- MUKAI, H., HIRONAKA, M., TOJO, S., NOMAKUCHI, S. 2012. Maternal vibration induces synchronous hatching in a subsocial burrower bug. *Animal Behaviour*. **84**: 1443–1448.
- NAKAHIRA, T. 1994. Production of trophic eggs in the subsocial burrower bug *Adomerus triguttulus*. *Naturwissenschaften*. **81**: 413–414.
- NAKAHIRA, T., KUDO, S. 2008. Maternal care in the burrower bug *Adomerus triguttulus*: defensive behavior. *Journal of Insect Behavior*. **21**: 306–316.
- NOMAKUCHI, S., FILIPPI, L., TOJO, S. 1998. Selective foraging behavior in nest-provisioning females of *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae): cues for preferred food. *Journal of Insect Behavior*. **11**: 605–619.
- PAGÉS, J. 1967. *Données sur la biologie de Diplojapyx humberti (Grassi)*. PhD Thesis, Faculté des Sciences de l'Université de Dijon, France.
- RALSTON, J. S. 1977. Egg guarding by male assassin bugs of the genus *Zelus* (Hemiptera: Reduviidae). *Psyche: A Journal of Entomology*. **84**: 103–107.
- REQUENA, G. S., NAZARETH, T. M., SCHWERTNER, C. F., MACHADO, G. 2010. First cases of exclusive paternal care in stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae). *Zoologia (Curitiba)*. **27**: 1018–1021.
- SCHAEFER, C. W. 1972. Degree of metathoracic scent-gland development in the trichophorous Heteroptera (Hemiptera). *Annals of the Entomological Society of America*. **65**: 810–821.
- SCHORR, H. 1957. Zur verhaltensbiologie und symbiose von *Brachypelta aterrima* Först. (Cydnidae, Heteroptera). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*. **45**: 561–602.

- SCHUH, R. T., SLATER, J. A. 1995. *True bugs of the world (Hemiptera:Heteroptera): classification and natural history*. Ithaca, Cornell University Press.
- SCOTT, L. K., JACOB, J. C. 1998 .The effects of ambient temperature on the duration of maternal care in a burower bug (Heteroptera: Cydnidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. **71**: 183–187.
- SMITH, R. L. 1980. Evolution of exclusive postcopulatory paternal care in the insects. *Florida Entomologist*. **63**: 53–64.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1949. Some notes on the early stages and biology of *Sehirus bicolor* (L.) (Hem. Cydnidae). *Entomologists Monthly Magazine*. **86**: 299–301.
- STERN, D. L., FOSTER, W. A. 1997. The evolution of sociality in aphids: a clone's-eye view. In: CHOE, J. C., CRESPI, B. J. (Eds). *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge, Cambridge University Press. Pp. 150–165.
- SWEET, M. H., SCHAEFER, C. W. 2002. Parastrachiinae (Hemiptera: Cydnidae) raised to family level. *Annals of the Entomological Society of America*. **95**: 441–448.
- TACHIKAWA, S., SCHAEFER, C. W. 1985. Biology of *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Pentatomoidea: ?-idae). *Annals of the Entomological Society of America*. **78**: 387–397.
- TAKEUCHI, M., TAMURA, M. 2000. Seed-carrying behavior of a stink bug, *Adrisa magna* Ueler (Hemiptera: Cydnidae). *Journal of Ethology*. **18**: 141–143.
- TALLAMY, D. W. 2001. Evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Annual Review of Entomology*. **46**: 139–165.
- TALLAMY, D. W., BROWN, W. P. 1999. Semelparity and the evolution of maternal care in insects. *Animal Behaviour*. **57**: 727–730.
- TALLAMY, D. W., SCHAEFER, C. W. 1997. Maternal care in the Hemiptera: ancestry, alternatives and current adaptive value. In: CHOE J. C., CRESPI B. J. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge, Cambridge University Press, Pp. 94–115.
- TALLAMY, D. W., WALSH, E., PECK, D. C. 2004. Revisiting paternal care in the assassin bug, *Atopozelus pallens* (Heteroptera: Reduviidae). *Journal of Insect Behavior*. **17**: 431–436.
- TALLAMY, D. W., WOOD, T. K. 1986. Convergence patterns in subsocial insects. *Annual Review of Entomology*. **31**: 369–390.
- TRIVERS, R. 1985. *Social evolution*. Menlo Park, Benjamin/Cummings Publishing Company.
- TSAI, J. F., YANG, M. M., RÉDEI, D., YEH, G. F., 2011. *Jewel bugs of Taiwan (Heteroptera: Scutelleridae)*. Taiwan, Chung Hsing University.

- WALDKIRCHER, G. A. B. Y., WEBB, M. D., MASCHWITZ, U. 2004. Description of a new shieldbug (Heteroptera: Plataspidae) and its close association with a species of ant (Hymenoptera: Formicidae) in southeast Asia. *Tijdschrift voor Entomologie*. **147**: 21–28.
- WEYGOLDT, P. 1969. *The biology of pseudoscorpions*. Cambridge, Harvard University Press.
- WILLIAMS, L., COSCARÓN, M. C., DELLAPÉ, P. M., ROANE, T., M. 2005. The shield-backed bug, *Pachycoris stallii*: description of immature stages, effect of maternal care on nymphs, and notes on life history. *Journal of Insect Science*. **5**: 1–13.
- WILSON, E. O. 1971. *The insect societies*. Cambridge, Harvard University Press.
- WOOD, T. K. 1976. Alarm behavior of brooding female *Umbonia crassicornis* (Homoptera: Membracidae). *Annals of the Entomological Society of America*. **69**: 340–344.
- YAMAMURA, N. 1987. Biparental defence in a subsocial spider mite. *Trends in Ecology & Evolution*. **2**: 261–262.
- ŽĎÁREK, J. 2013. *Hmyzí rodiny a státy*. Prague, Academia.

10. Příloha

Příloha č. 1. Výskyt parentální péče v nadčeledi Pentatomoidea

Upraveno podle Grazia *et al.* (2008)

Rody, u nichž byl popsán některý z typů parentální péče, jsou podtrženy.

962

J. Grazia et al. / Cladistics 24 (2008) 932–976

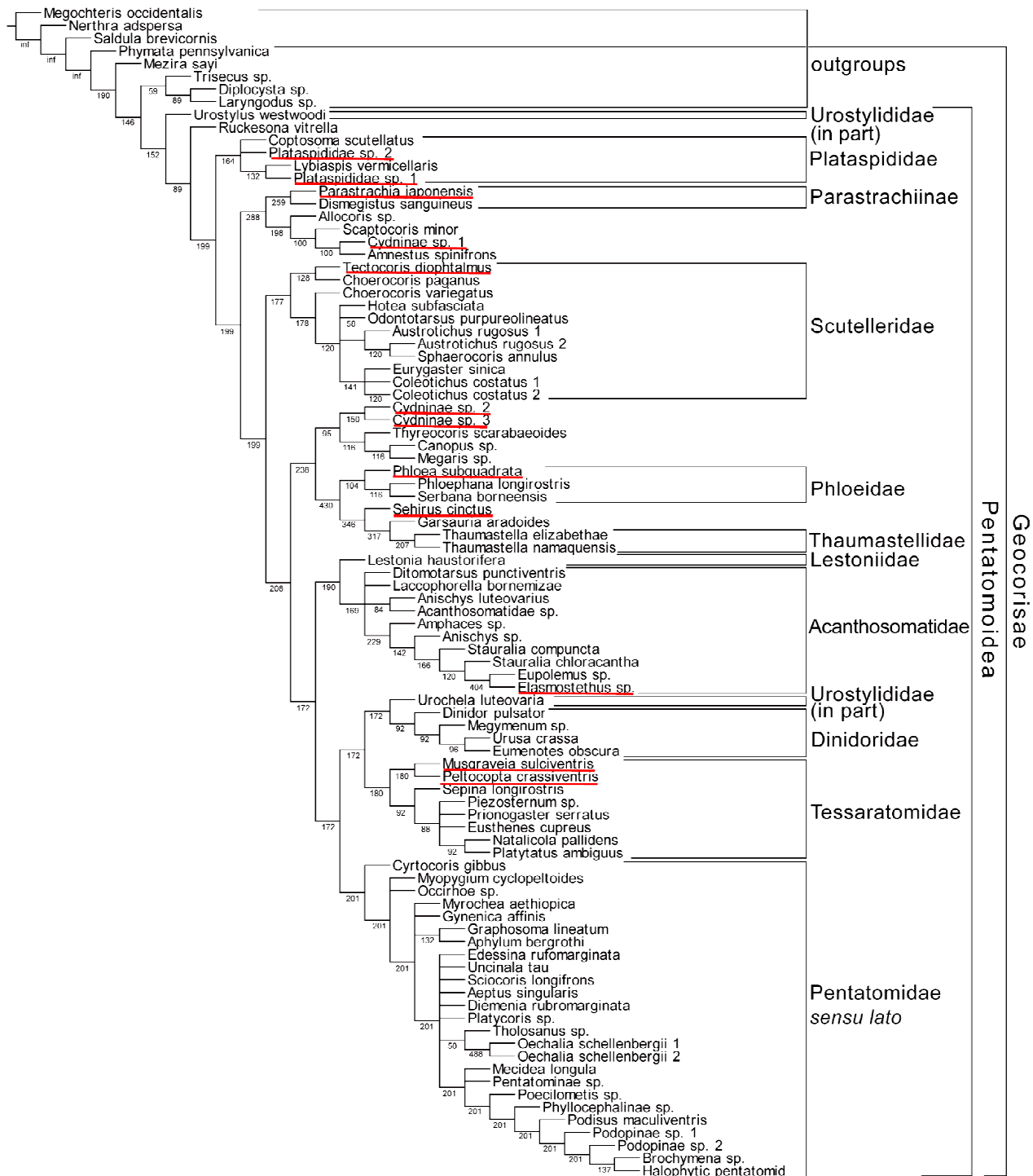


Fig. 55. One of three trees from total evidence analysis with POY of 92-taxon data set using 2 : 2 indel/transition–transversion cost ratio, which had the lowest MRI value. Bremer support values are shown.